云 南 植 物 研 究　1997; **19**(2):　154～158
**Acta Botanica Yunnanica**

# 从云杉属的畸形珠鳞看珠鳞的演化 *

苏建英　　王黎元
（包头高等师范专科学校生物学系，包头 014030）

**摘要**　在云杉属（*Picea*）畸形现象调查中，发现畸形珠鳞也是常见的一种畸形现象。将畸形珠鳞进行归类、对比、并且做出一个排序：由典型的短枝式珠鳞逐步向正常的鱼鳞状珠鳞过渡。典型的短枝式珠鳞有一个较明显的轴，轴上着生若干枚鳞片，在鳞片的远轴面基部着生孢子囊（胚珠或花粉囊）；过渡形态轴的珠鳞轴逐渐缩短扁化（但并未完全消失），上部的鳞片逐渐变小、数量减少，下部两枚侧生的鳞片逐渐发达，相背扭转方位约 90°，然后剩下的鳞片之间逐步愈合，最终转变为正常的鱼鳞状。作者认为这类珠鳞的畸变是返祖现象，可能在某些方面反映了珠鳞的历史演变过程。

**关键词**　云杉属，畸形珠鳞，返祖，演化

# EVOLUTION OF OVULIFEROUS-SCALE DEDUCED FROM THE DEFORMATIONAL OVULIFEROUS-SCALE OF PICEA

Su Jianying,　　Wang Liyuan
(*Department of Biology, Baotou Teachers' College,* Baotou 014030)

**Abstract**　Through the investigation, the authors find that the deformational ovuliferous-scale frequently occurs in the cultivated trees of *Picea*. The authors compare these deformed ovuliferous-scales, classify and arrange them into an aligment: a gradual transition from typical brief branch to normal ovuliferous-scale. On the typical brief-branch-type ovuliferous-scale, there is an obvious axis, and several scales on the axis, and there is an ovule (or microsporange) on the outside of the scale. On the transitive ovuliferous-scale, the axis gradually reduces (but not disappears), shallow. The upper scales reduce to little or disappear, and the two lower side scales have gradually revolved about 90° in the opposite direction. The retained scales are healed to normal as the scale or carp. The authors consider that the distortion perhaps is atavism. Perhaps these transitions reflect the developmental process of the ovuliferous-scale in history.

**Key words**　*Picea,* Deformational ovuliferous-scale, Atavism, Evolution

云杉属（*Picea* Dietr）植物在正常情况下，孢子叶球单性，雌雄同株；大孢子叶由远轴侧的苞鳞（bract）和近轴侧的珠鳞（马毓泉等，1985）组成，苞鳞小而薄，珠鳞形状似鱼的圆鳞，大而厚实；在

* 中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室资助课题
1995-12-04 收稿，1996-05-30 接受发表

珠鳞近轴面基部着生两枚胚珠（马毓泉等，1985; 郑万钧等，1978）。在栽培条件下，云杉属植物常出现一些畸形现象，例如：两性孢子叶球、孢子叶畸形等。畸形珠鳞也是一种常见的畸形现象。而畸形学研究常可作为探讨植物形态发生和解决演化问题的重要依据。

本文就作者所观察到的云杉属 4 个种的畸形珠鳞现象做一报道和讨论。

## 1 材料和方法

1990～1995 年对包头市园林实验场、劳动公园、建设路、包头师专校园共约 400 株白扦（*Picea meyeri* Rehd. et Wils.）进行畸形现象调查。1992～1994 年对北京中科院植物所植物园内的青扦（*P.wilsonii* Mast.）、云杉（*P. asperata* Mast.）共 30 多株也进行了畸形现象调查。另外，对其它栽培数量较少的几种云杉属植物也作了调查。采集具畸形珠鳞的孢子叶球解剖观察，部分材料以 FAA 固定液固定，制成石蜡切片，以铁矾-苏木精染色。将这些畸形珠鳞进行对比、归类、分析、做出排序。图版照片是以 Wilde Heerbruge 实体摄影显微镜和 Olympus 摄影显微镜拍摄。

## 2 观察结果

观察发现在云杉属植物中（至少在栽培条件下），畸形珠鳞是常见的。这些畸形珠鳞可以大致分为两类。一类较正常珠鳞显著地小、扭曲、残缺、局部特别增厚等，这类畸变似乎没有明显的畸变规律，占畸形珠鳞的少数。另一类是短枝型珠鳞，这类畸形珠鳞形态为典型的短枝式或介于短枝与正常珠鳞之间，占畸形珠鳞的大多数。

畸形珠鳞大多着生于两性孢子叶球上。两性孢子叶球大多是在轴的下段着生小孢子叶，上段着生大孢子叶，有些在顶端也生部分小孢子叶，在大、小孢子叶段之间常有一个过渡段，畸形珠鳞多生于过渡段上。少数大孢子叶球的基部也可产生畸形珠鳞（图版Ⅰ：1，2）。偶而亦可见间插于正常大孢叶之间的情况。

典型的短枝式珠鳞有一较明显的枝轴，轴上着生若干枚鳞片状结构（图版Ⅰ：12，13）。枝轴大多很短，或多或少扁化、鳞片也不呈螺旋状排列。下部两枚鳞片生于小枝的侧面，大多较厚、较大、呈猪耳状，在基部远轴面（相对于小枝轴而言）着生一枚胚珠（图版Ⅰ：4），有时也可产生花粉囊或败育。上部的鳞片渐次变小，多为膜质。这些鳞片有时包裹成芽状（图版Ⅰ：2，3）。上部的鳞片也可以产生孢子囊（胚珠或花粉囊）（图版Ⅰ：5）。

更多的畸形珠鳞形态是介于短枝式和正常珠鳞形态之间。将这些珠鳞进行比较，可做出一个渐变的排序，变化过程是：轴逐渐缩短、退化（但并未消失）；两枚侧面生鳞片逐渐发达，方位逐渐相背扭转约 90°，使原本生于远轴面的胚珠（相对于小枝轴而言）变为着生于近轴面（相对于孢子叶球主轴而言）；上部近轴侧着生的鳞片逐渐退化、消失；远轴面着生的退化、变小、减少，但最后一般留下 2～3 枚；剩下的若干枚鳞片逐渐愈合；最终变成鱼鳞状（图版Ⅰ：7～11）。

短枝型珠鳞形态的渐变不仅在人为的排序中可以看出，在许多两性孢子叶球的过渡段或在某些大孢子叶球基部也能看到自然的排序。远离大孢子叶段的畸形珠鳞更接近于短枝，愈接近大孢子叶段的畸形珠鳞愈接近于正常珠鳞的形态。

短枝型株鳞的发生不受树龄、地域、种及年份差异的影响。在产生这种畸形现象的树中有 60 年代栽培的大树，也有刚栽植二三年的小树。包头栽的白扦、北京栽的青扦、云杉、长叶云杉（*P. smithiana*）都普遍地存在这种现象，在所调查的每个年份都能找到。

短枝型畸形珠鳞常与两性孢子叶球的畸形现象相伴发生。一方面体现在畸形珠鳞大多着生在两性孢子

叶球的过渡段上，另一方面即便是着生在大孢子叶球的基部，这些大孢子叶球也是生在两性孢子叶球多发的植株上。同一短枝的不同鳞片上常可产生不同性别的孢子囊。短枝上的孢子囊败育的比例很大。

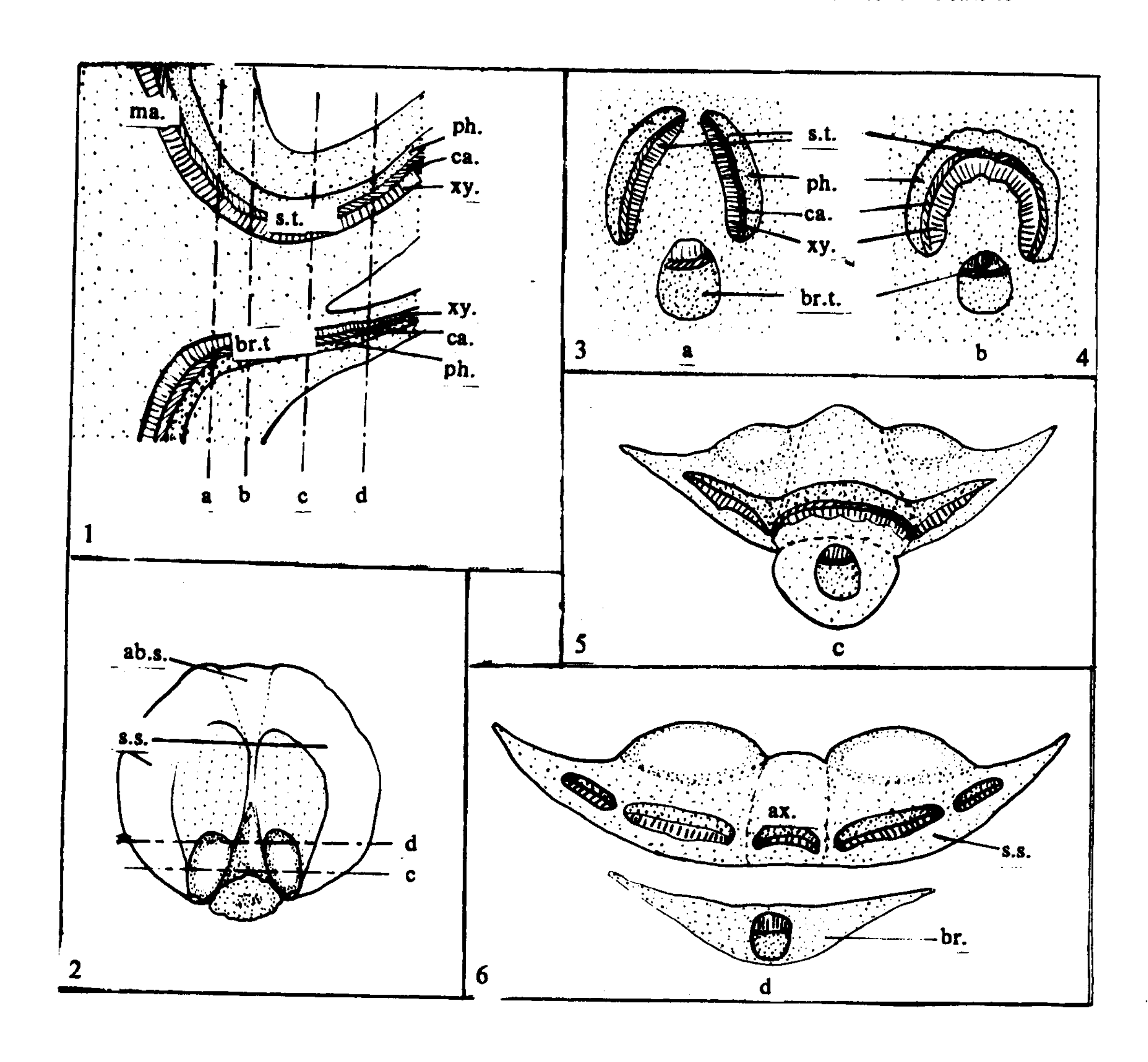



图 1 1. 云杉属大孢子叶基部及其相连部分正中纵切面；2. 云杉属正常大孢子叶（近轴面）；3.4.5.6 分别是 1，2 中 a. b. c. d 4 个切面。

Fig.1 1. Showing a central vertical section of the base of macro-sporophyll of *Picea* and the part that connects with the base; 2. Normal macrosporophyll (inside) of *Picea;* 3. 4. 5. 6. A sketch map of the four section: a b c d in the illustration 1. 2. respectively.

Notes: ab.s.——abaxil seale(outside scale)远轴面的鳞片；ax.——axis of brief-branch 短枝轴；br.——bract 苞片；br.t——bract trace 苞鳞迹；ca.——cambium 形成层；ma.——main axis of strobile 孢子叶球主轴；ph.——phloem 韧皮部；s.s.——side scale 侧面生鳞片；s.t.---ovuliferous-scale trace 珠鳞迹；xy.——xylem 木质部

## 3 讨论

短枝型珠鳞的发生不是偶然的，无地域、树龄、种和年份的差异，并有明显的畸变规律，说明在植物内部有共同的控制因素，可能由于某些外因引发了内部因素的表达，绝不可能是仅由外部环境条件造成的。

短枝型珠鳞不仅发生在作者所观察的 4 个种，在松科的其它属和云杉属的其它种也曾见类似的报道。早在 1842 年 Braun 就曾在落叶松属（*Larix* Mill.）发现了类似的现象，并最早提出珠鳞是苞鳞腋内退化的生殖短枝上仅存的两枚基部的鳞片，经位置扭转，相邻边缘愈合而成的观点（Couter *et al*, 1917）。1876 年 Stengel 报道了 *Picea excelsa* 变态珠鳞，并且找到了边缘愈合过程的系列材料，支持了 Braun 的观点（Couter *et al*, 1917）。1860 年 Dickson 也曾描述过这种腋生短枝，也看到了不同程度的联合，但他认为这是苞鳞腋内的叶（Couter *et al*, 1917）。1864 年 Parlalore 记述了 *Pinus pinaster* 有苞鳞腋内生普通营养枝的现象（Couter *et al*, 1917）。Simcha（1992）在描述 *Pinus halepensis* 聚生孢子叶球现象时，也曾描述珠鳞被营养短枝取代的现象。如此看来苞鳞腋内生短枝的控制因素可能承袭于它们共同的祖先。

云杉属短枝型珠鳞轴的缩短、退化，鳞片的位置扭转、数目减少、相互愈合的过程似乎与古化石植物伏脂杉目（Voltgiales）的一些种、属排序有很大程度的吻合（泰勒，1992；Stockey, 1981；Florin, 1954）。古植物学家 Florin（1954）根据自己多年的研究，将伏脂杉目的一些种、属做出一个进化的排序。提出自己的观点：珠鳞是整个腋生短枝经高度的缩减、并且由多枚鳞片愈合而成。

上面谈到的两个排序如此吻合，不能不使人想到短枝型畸型珠鳞的出现可能是一种历史再现，从某种程度上讲，可能是一种返祖现象。如果这种说法成立，则可从畸形学角度支持 Florin 从古植物学角度得出的观点。

以连续切片的方法观察了正常珠鳞的基部维管组织的排布情况和苞鳞迹、珠鳞迹的形态、位置，进一步证实了珠鳞的枝的特征，并且珠鳞内仍有极短的轴存留。而不是仅存两枚鳞片，更不是叶（图 1）。

但是，Florin 观察到的伏脂杉目植物中未见过两性孢子叶球，其它松杉类植物也没有两性孢子叶球及两性的生殖短枝。作者所观察到的短枝型生殖短枝却总是与两性现象联系的那么紧密。作者认为还有待于做更深入细致的研究和广泛的调查。

**致谢** 1992. 9～1993.8 在中科院植物所开放室访问学习期间曾得到开放室的老师和同行的多方面指导，开放室、形态室、分类室、图书馆等部门都在设备、仪器、资料多方面提供方便，一并表示感谢。尤其得到已故导师王伏雄先生的悉心指导，愿以此文来慰藉对导师的深切怀念。

## 参 考 文 献

马毓泉，富象乾，陈山等，1985. 内蒙古植物志（第一卷）. 呼和浩特：内蒙古人民出版社，125

郑万钧，傅立国，1978. 中国植物志（第七卷）. 北京：科学出版社，127

泰勒 TN 著，梅美棠译，1992. 古植物学—化石植物导论. 北京：科学出版社，320

Coulter J M, Chamberlain C J, 1917. Morphology of Gymnosperms. Chicago: University of Chicago Press, 238

Florin R, 1954. The female reproductive organs of conifers and taxads. *Bot Rev*, **29**: 367～389

Simcha Lev-Yadum, 1992. Aggregated cones in *Pinus halepensis*. *Aliso*, **13**(3): 475～483

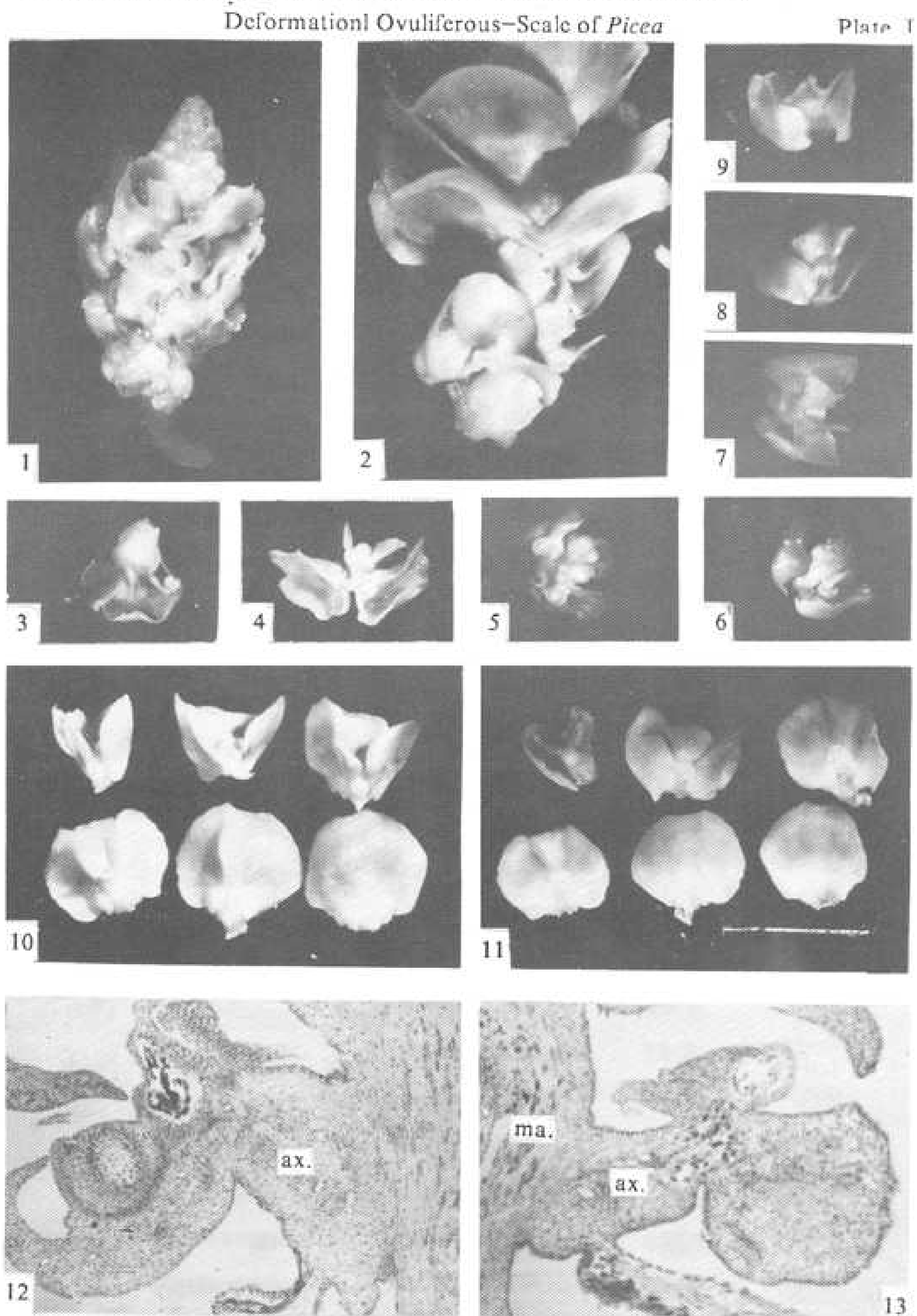
Stockey R A, 1981. Some comments on the origin and evolution of conifers. *Can J Bot*, **59**: 1932～1940

## 图版Ⅰ说明

1. 青扦（*Picea wilsonii* Mast）的畸形孢子叶球（×7.2），上、下段着生小孢子叶，中段着生具短枝型珠鳞的大孢子叶；2. 青扦的一个大孢子叶球（×9.6），其下部着生一枚芽状珠鳞；3. 青扦的一枚象芽的短枝型珠鳞；4. 青扦的一枚畸形大孢子叶（近轴面观）。在短枝轴上生着几枚鳞片（×10）；5. 青扦的一枚畸形珠鳞（×10）。在下部的两枚鳞片各自着生一枚胚珠，在每个上部的鳞片上着生一枚花粉囊；6. 照片5中所示大孢子叶的远轴面（×10），示苞片；7. 8. 9. 分别为青扦的畸形大孢子叶（×10），示4个鳞片逐步地相互愈合的过程；10. 畸形大孢子叶的排序（×9.6）。从排序中可以显示出两个侧生鳞片方位的逐步扭转，近轴侧鳞片逐渐退化、远轴侧鳞片和侧生鳞片相互愈合的过程；11. 图10中的6个大孢子叶的远轴面（×9.6）；12. 13. 分别为白扦的典型的短枝型珠鳞正中纵切面（×264），示明显的轴以及轴上部的鳞片。

## The explanation of the plate Ⅰ

1. A deformtional strobile of *Picea wilsonii.* (Mag. 7.2 ×) There are microsporophylls on upper an lower sections, and there are deformational macrosporophylls that its ovuliferous-scale is brief-branch-type on the middle section; 2. A macrostrobile of *P. wilsonii* that there is a bud on the lower section. (Mag. 9.6 × ); 3. A brief-branch-type ovuliferous-scale of *P. wilsonii* looking like a bud. 4. A deformational macrosporophyll of *P. wilsonii* (inside). There are several scales on the axis of the bfidf-branch. (Mag. 10 ×); 5. A deformational ovuliferous-scale of *P. wilsonii.* (Mag. 10 × ) There is one ovule on every lower two scale and one pollen-sac one every upper scales.; 6. The outside of the macrosporophyll showing on photo 5. The bract can be seen from there. (Mag. 10 × ); 7. 8. 9. The deformational macrosporophyll of *P. wilsonii.* (Mag 10 × ) The course that four scales heal each other gradually can be seen; 10. An aligment of deformational macrosporophylls, (Mag. 9.6 × ) showing the course that derection of two side scales turn around the inside scales reduce, outside scales and side scales heal each other gradually; 11. The outside of the six macrosporophylls showing in photo 10. (Mag. 9.6 × ) 12. 13. The center vertical section of typical brief-branch-type ovuliferous-scale of *P. meyeri,* (Mag. 264 × ) it can be seen that there are obviously axis and the scales on upper of axis. (ax.—axis of brief-branch ma.—main axis of the strobile)




See explanation at the end of text